

- Романов И. Д. 1960. В сб.: Вопросы эволюции, биогеографии, генетики и селекции. М.—Л., Изд. АН СССР: 217—223.
- Рыжков В. Л. 1940. «Усп. соврем. биол.», 13, 2: 371—373.
- Синская Е. Н. 1948. Динамика вида. Л., Сельхозгиз: 51—134.
- Синская Е. Н. 1961. В сб.: Проблема популяций у высших растений. ВИР, Л., 1: 1—63.
- Синская Е. Н. 1963. Проблема популяций у высших растений. Л., Сельхозиздат, 2: 89—104.
- Синская Е. Н. 1964. Бюлл. Московск. о-ва испыт. природы, отд. биол., 69 (6): 120—129.
- Соколов Н. Н. 1959. Взаимодействие ядра и цитоплазмы при отдаленной гибридизации животных. М., Изд. АН СССР.
- Суриков И. М. 1965. «Генетика», 2: 158—165.
- Фадеева Т. С. 1964. В сб.: Исследования по генетике. Изд. ЛГУ, 2: 111—120.
- Фадеева Т. С. 1966а. «Генетика», 1: 12—28.
- Фадеева Т. С. 1966б. Вестник ЛГУ, 21, 4: 126—135.
- Фадеева Т. С. 1966в. «Генетика», 2: 36—45.
- Фадеева Т. С. и С. И. Нарбут. 1965. Вестник ЛГУ, 15, 3: 128—137.
- Хатеман Р. 1962. Плазматическая наследственность. М., ИЛ.
- Ципин Н. В. 1954. Отдаленная гибридизация растений. М., Сельхозгиз.
- Штуббе Г. 1966. «Генетика», 11: 9—30.
- Wöhme H. a. H. Schütte. 1956. Biol. Zbl., 75: 597—611.
- Wurff H. a. H. Filippi. 1957. Biol. Zbl., 76: 637—680.
- Caspari F. 1948. Adv. in Genet., 11: 2—66.
- Coe F. H. 1955. «Genetics», 40, 5: 568—569.
- Correns C. 1937. Handb. d. Vererbungswissenschaft, 2: 1—159.
- Crane M. B. a. W. J. C. Lawrence. 1956. The Genetics of Garden Plants. L.
- Falkenkauf a. R. Caldecott. 1966. «Genetics», 54, 3: 845—858.
- Haldane J. S. 1956. The Biochemistry of Genetics. L.—N. Y.: 53—62.
- Harborn Y. B. 1960. Biochem. J., 74, 2: 262—269.
- Kappert H. 1953. Die vererbungswissenschaftliche Grundlagen der Züchtung. Berlin—Hamburg, 281—301.
- Lamprecht H. 1957. Agric. Hort. Genet., XV, 3-4: 194—206.
- Lamprecht H. 1958. Agric. Hort. Genet., XVI, 3-4: 145—195.
- Lawrence W. J., C. R. Scott-Moncrieff a. V. C. Sturgess. 1939. J. Genet., 38: 229—306.
- Lewis D. 1954. Adv. Genet., 6: 235—274.
- MacKey J. 1954. «Hereditas», 40: 65—180.
- Michaelis P. 1955. Handb. d. Pflanzenzüchtung, 2. Aufl., 1: 140—175.
- Scott-Moncrieff R. Y. 1936. «Genetics», 32: 117—170.
- Sears E. R. 1952. «Genetics», 37: 624.
- Sears E. R. 1956. Handb. d. Pflanzenzüchtung, 2. Aufl., 2: 164—184.
- Staudt G. 1962. Canad. J. Bot., 40, 6: 869—886.
- Stewart R. N. a. T. Arisumi. 1966. J. Hered., 57, 6: 217—220.

ГЕТЕРОПИКНОЗ, ОБУСЛОВЛЕННЫЙ ДОПОЛНИТЕЛЬНЫМИ (В) ХРОМОСОМАМИ У СИМУЛИД (ОТР. DIPTERA) И ГЕНОМНЫЙ ГОМЕОСТАЗ

Е. С. Щербаков

Симулиды вида *Odagmia ornata* Mg. имеют дополнительные (В) хромосомы от 1 до 8 в диплоидном наборе: $2n=6A+(0-8)B$ (Чубарева и Щербаков, 1963; Щербаков, 1966а). В-хромосомы у данного вида симулид отличаются соматической стабильностью и число их изменяется лишь от особи к особи, составляя в среднем 0,85 на одно животное. Динамика В-хромосом в кариофонде вида *O. ornata* обуславливается различными адаптивными ценностями кариотипов с четным и нечетным наборами В-хромосом. Индивидуумы, имеющие четное число В-хромосом, чаще встречаются в природной популяции, чем индивидуумы, характеризующиеся кариотипами с нечетным числом В-хромо-

сом. Сравнительный анализ В-хромосом в мейозе и митозе показал их гомологию. Этот вывод подтверждается и сходной последовательностью дисков у всех В-хромосом *O. ornata* (Щербаков, Чубарева, 1966). Эти данные привели нас к гипотезе о полисомной природе В-хромосом у *O. ornata*. В связи с этим представляло интерес исследование цикла спирализации В-хромосом в сравнении с аналогичным циклом А-хромосом.

Для цитологического анализа были взяты личинки *Odagmia ornata* Mg., имеющие 3 и 4 В-хромосомы в дополнение к стандартному набору хромосом и не имеющие В-хромосом. В качестве контроля исследованы виды *Simulium nölteri* Fried и *Eusimulium securiforme* Rubtz., карiotипы которых не имеют В-хромосом.

Личинки всех трех видов (III и IV возраста) были фиксированы totally в смеси 96% этилового спирта (3 части) и ледяной уксусной кислоты (1 часть). Гонады и подглоточные нервные ганглии были отпрепарированы тонкими иглами в фиксирующей жидкости под бинокулярным микроскопом МБС. Затем из них были приготовлены ацетоорсенные давленные препараты по стандартной методике с использованием 60% молочной кислоты для размягчения ткани (Щербаков, 1965в). Наблюдения проведены на микроскопе МБИ-3 с апохроматической и компенсационной оптикой при увеличении: объектив 60х, окуляр 10х. Фотографии выполнены с помощью фотонасадки МФН-1.

При исследовании интерфазных ядер у видов *Odagmia ornata* ($2n=6$ без дополнительных хромосом, рис. 1), *Simulium nölteri* ($2n=6$, рис. 2) и *Eusimulium securiforme* ($2n=4$, рис. 3) не найдено различий в их строении. Интерфазные ядра не имеют заметных гетерохроматических блоков и характеризуются мелкосетчатой структурой (рис. 4).

Характерные отличия в строении интерфазных ядер появлялись у вида *O. ornata* лишь тогда, когда его карiotип содержал В-хромосомы. При наличии трех В-хромосом ($2n=6A+3B$, рис. 5) под оболочкой интерфазных ядер подглоточных ганглиев четко становится видным гетеропикнотическое тельце (гетерохроматический блок, рис. 6). Поскольку подобное образование никогда не встречалось нами у *O. ornata* с карiotипом $2n=6A$, то можно предположить, что оно формируется за счет В-хромосом. Гетерохроматическое тельце наблюдалось нами в интерфазных ядрах *O. ornata* с разными наборами В-хромосом.

Часто в профазных и телофазных ядрах соматических клеток *O. ornata* В-хромосомы формируют гетерохроматическое тельце, выпячивающее оболочку ядра так, что по этому признаку без труда можно определить наличие В-хромосом у личинки (рис. 7, $2n=6A+3B$).

Акридин-оранжевая флуоресценция оказалась очень простым методом определения В-хромосомных индивидуумов *O. ornata*, так как при этом структура ядер, подобных ядру на рис. 7, выявляется особенно четко (Щербаков, Чубарева, 1966).

Мы имели возможность проследить поведение дополнительных хромосом в мейотической профазе сперматогенеза *O. ornata*. Как в ранней, так и в поздней пахитенной стадии у *O. ornata* с карiotипом $2n=6A+3B$ В-хромосомы формировали гетеропикнотическое тельце («sex vesicle», по терминологии иностранных авторов). В образовании гетеропикнотического тельца принимали участие только дополнительные хромосомы (рис. 8, 9). Часто гетеропикнотическое тельце лежит недалеко в стороне от А-хромосом (рис. 9).

Кроме личинок с $2n=6A+3B$, нами исследованы личинки с карiotипом $2n=6A+4B$. Поведение четырех В-хромосом в мейотической профазе самцов было сходно с таковым у карiotипов с тремя В-хромосомами. В ранней пахитене мейотической профазы В-хромосомы форми-

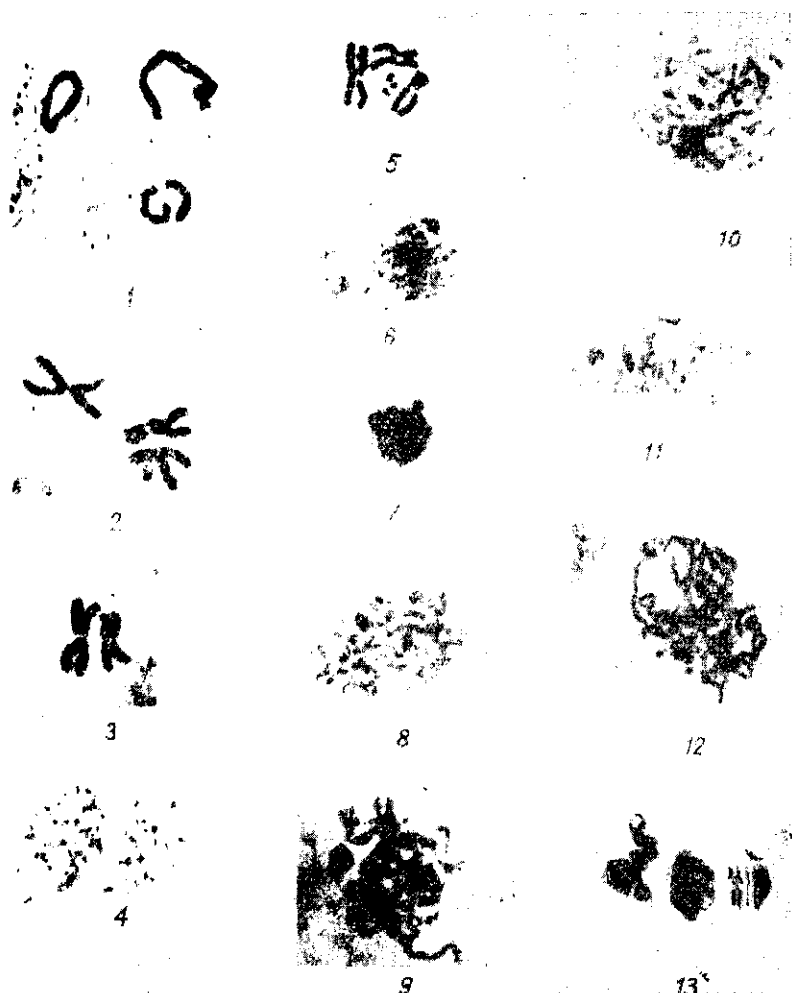


Рис. 1. Профаза митоза *O. ornata* Mg., $2n=6$, гомологи тесно конъюгируют.

Рис. 2. Метафаза митоза *S. nölleri* Fried $2n=6$.

Рис. 3. Метафаза митоза *E. securiforme* Rubtš. $2n=6$.

Рис. 4. Интерфазные ядра *O. ornata* с $2n=6$ (интерфазные ядра *S. nölleri* и *E. securiforme* по структуре хроматина не отличаются от *O. ornata*).

Рис. 5. Метафаза митоза *O. ornata*, $2n=9$ (6A + 3B-хромосомы).

Рис. 6. Поздняя интерфаза *O. ornata* ($2n=9$), видно гетерохроматическое тельце.

Рис. 7. Профаза *O. ornata*, тельце из 3 B-хромосом, выпячивающее оболочку ядра.

Рис. 8, 9. Ранняя и поздняя пахитена *O. ornata* с 3B-хромосомами, формирующими гетерохроматическое тельце „sex vesicle“.

Рис. 10, 11, 12. Пахитена *O. ornata* с 4B-хромосомами, виден „sex vesicle“.

Рис. 13. Строение B-хромосомы *O. ornata* в политенном состоянии.

Ацетоорсеин, 60×10 .

руют гетеропикнотический блок (рис. 10, 11), который по величине больше гетерохроматического блока ядер с тремя *B*-хромосомами (ср. рис. 8, где имеется $3B$ -хромосомы, и рис. 10, где приходится $4B$ -хромосомы на ядро). Гетеропикноз *B*-хромосом имеет место и в поздней пахитене (рис. 12), при этом, как правило, гетерохроматический блок из *B*-хромосом смещается к периферии ядра и лежит обособленно от *A*-хромосом (рис. 9, 12).

Таким образом, *B*-хромосомы симулид в мейозе самцов формируют гетеропикнотическое тельце, сходное с «половым пузырьком» у других животных. Поведение *B*-хромосом у самок *O. ornata* исследуется нами в настоящее время и потому еще не может быть описано в данном сообщении. Следует лишь указать, что *B*-хромосомы *O. ornata* с одинаковой частотой встречаются как у самцов, так и у самок и, следовательно, не являются половыми хромосомами. Форма гетерохроматического блока в пахитене мейоза самцов *O. ornata* обусловлена, по-видимому, также числом *B*-хромосом в одном ядре. При наличии трех *B*-хромосом гетерохроматический блок трехчленный (рис. 8 и 9), при наличии четырех *B*-хромосом у него выявляется четырехчленная конфигурация (рис. 10 и 11).

Изучение *B*-хромосом у *Diptera* представляет особый интерес в связи с возможностью изучения структуры *B*-хромосом в политенном («гигантском») состоянии. *B*-хромосомы из ядер клеток слюнных желез личинок с $2n = 6A + 2B$, подобно *A*-хромосомам, претерпевают полителизацию (рис. 13).

Как видно на рис. 13, *B*-хромосома центрическая медианная, по структуре дисков сходна с политенными *A*-хромосомами. Центромерная область имеет гетерохроматический сегмент, другой гетерохроматический сегмент расположен терминально. В одном из плеч наблюдается деспирализация хромонем, приводящая к формированию пuffed. Рассмотренные данные позволяют, как нам кажется, отнести *B*-хромосомы к «мегамерным» хромосомам, в которых чередуются эухроматические и гетерохроматические участки (White, 1954).

Явление гетерохроматизации хромосом или их сегментов, включающее отрицательный и положительный гетеропикноз хроматина, привлекает пристальное внимание генетиков со времен Е. Гейтца (Heitz, 1929). Различают несколько типов гетерохроматина в зависимости от его локализации в геноме: центрический гетерохроматин (прилегающий к центромере), теломерный гетерохроматин (прилегающий к теломере), нуклеоллярный гетерохроматин (прилегающий к ядрышковому организатору) и интеркалярный гетерохроматин (расположенный в виде вставок по длине хромосомы). Известны случаи, когда гетерохроматизация охватывает целые хромосомы или хромосомные наборы (половой хроматин у млекопитающих, гетерохроматические *B*-хромосомы и гетерохроматические наборы у кокцид). Часто классифицируют гетерохроматин в зависимости от ткани, в которой он наблюдается (например, соматический половой хроматин, мейотический половой хроматин — «половой пузырек» — «sex vesicle»). Некоторые авторы различают гетерохроматин в зависимости от стадии развития организма: эмбриональный гетерохроматин, имажинальный гетерохроматин и т. д.

Рассмотрим кратко основные особенности гетерохроматина в связи с полученными нами данными и приведенной классификацией. Ясно выраженный центрический гетерохроматин описан у кустарникового кенгуру *Protemnodon rufogrisea* (Fredga, 1964). Теломерный гетерохроматин, приводящий к прочной эктопной терминальной связи политенных хромосом, описан у симулид *Eusimulium securiforme* (Чубарева

и Щербаков, 1963). Нуклеолярный гетерохроматин часто имеет место у *Diptera*, в особенности у дрозофил и хирономид. Недавно нами показана гетерохроматическая природа ядрышкового организатора у мошек *Simulium nölteri* (Щербаков, 1965б). Интеркалярный гетерохроматин свойствен хромосомам *Drosophila melanogaster* (Прокофьева-Бельговская, 1939).

Мейотический гетерохроматин половых хромосом, известный как «половой пузырек», формируется у самцов млекопитающих (Sachs, 1954; Geyer-Duszyńska, 1963). Подобное явление наблюдалось у некоторых видов кузнечиков, ♂ с половыми хромосомами XO (Schröder, 1928). «Половой пузырек» у человека существует в мейотической профазе мужчин, включающей лептотену, зиготену и пахитену, которые во времени длятся несколько суток (Eberle, 1963). У женщин в мейотической профазе половой гетерохроматин отсутствует (Ohno a. oth., 1962), однако гетерохроматическое образование (тельце Барра) наблюдается в интерфазных ядрах соматических клеток женщины. Сходное явление имеет место и у самок млекопитающих (Bagg, 1960; Ohno a. oth., 1962), а также у насекомых с системой половых хромосом XO или XY, например у саранчи *Locusta migratoria* (XO). Половой хроматин в интерфазных ядрах самок млекопитающих (Bagg a. Bertram, 1949) соответствует одному гетеропикнотическому половому хромосому из системы $2n = 2X + XA$.

Гетерохроматичность отдельных хромосом или их сегментов многие авторы придают большое значение в связи с регуляцией функционирования генов (Прокофьева-Бельговская, 1947).

Нами было высказано предположение о возможном участии дифференциальной спирализации (гетерохроматинизации) хромосом в качестве элемента регуляции баланса генов клеточного ядра (Щербаков, 1962). Экспериментальные доказательства регуляторной роли гетерохроматина были получены Лион. Она показала, что у самок мыши одна из половых хромосом генетически инактивируется, одновременно превращаясь в гетеропикнотическое тельце (Lyon, 1962, 1963). Более того, оказалось, что часть аутосомы, перенесенная в результате инсерции в X-хромосому, у *Mus musculus* приобрела способность одновременно с X-хромосомой переходить в гетерохроматическое состояние (Ohno a. Cattapach, 1962).

Кроме половых хромосом и аутосом, гетерохроматическими могут быть дополнительные (B) хромосомы. Согласно литературным данным, B-хромосомы растений и животных можно распределить на два типа: эухроматические (изопикнотические) и гетерохроматические (положительно и отрицательно гетеропикнотические).

У кузнечика *Polycelis tenuis* B-хромосомы гетерохроматичны в профазе мейоза (Melander, 1950).

У кузнечика *Orthoptera* B-хромосомы гетерохроматичны подобно половым хромосомам, но отличаются от последних по циклу гетерохроматинизации (White, 1951). Гетерохроматичность B-хромосом в профазе мейоза подобно половым хромосомам проявляется у прямокрылого *Tettigonia parvipennis*, у кузнечиков *Neopodismopsis abdominalis* и *Phaulotettix eurycerus* (White, 1954). У названных видов животных B-хромосомы конъюгируют в профазе мейоза с X-хромосомами. Однако конъюгация, по-видимому, эктопная и не затрудняет независимое расхождение B- и X-хромосом при делении. Положительный гетеропикноз B-хромосом в профазе мейоза описан у хризомелид *Diabrotica undecimpunctata* (Smith, 1956). У жука *Epicometis hirta* B-хромосомы отрицательно гетеропикнотичны (Virsik, 1954). Н. Вирски считает, что B-

хромосомы у этого вида являются производными от половых хромосом, что и объясняет, по его мнению, их цикл спирализации.

Некоторые другие авторы также объясняют гетерохроматинизацию В-хромосом их происхождением из половых хромосом. Например, у турбеллярии *Polycelis tenuis* В-хромосомы считаются промежуточными образованиями между половыми и В-хромосомами (Melander, 1950). М. Уайт полагал, что В-хромосомы кузнечиков являются производными от половых хромосом. Однако позднее он пришел к выводу о том, что В-хромосомы у кузнечиков не связаны с половыми элементами (White, 1954, 1957).

Более всего на природу гетерохроматина проливает свет открытие дифференциальной тканевой специфичности гетерохроматинизации, а также связи ее с соотношением различных категорий хромосом в геноме: половых хромосом и аутосом, регулярных А-хромосом и В-хромосом и т. д. Например, у кузнечиков фолликулярные клетки овария и фелликулярные клетки семенника до начала сперматогенеза не имеют полового гетерохроматина, а то же время клетки яйцевода и фелликулярные клетки семенника при наличии мейоза имеют гетерохроматин, инвариантный как тельце Барра. У самцов саранчи *Locusta migratoria* наблюдается два класса сперматид — с половым и без полового тельца, а то же время ядра клеток грудных мышц как у самцов, так и у самок имеют гетерохроматическое тельце (Eberle, 1964). У насекомых и млекопитающих животных появление полового гетерохроматина связано с отклонением от баланса хромосом $2A:X$, так что А-хромосомы, нарушающие соотношение $2A:X$, переходят в гетерохроматическое состояние (Ohno and Weiler, 1961).

Сходное явление наблюдалось в тетраплоидных сперматидях тропических ботомидов *Callimantis antillarum*, у которых найдено два половых пузырька (Hughes-Schrader, 1943), и у печеночных мхов (Logeet, 1934; Reitberger and Buchner, 1958).

Приведенные данные указывают на генетическое регулирование разного поведения половых хромосом и аутосом.

Нами (Щербаков, 1966б) описаны полиплоидные личинки симулид *Odagmia ornata*, имеющие В-хромосомы $3n=12$ ($9A+3B$ -хромосомы), $3n=15$ ($9A+6B$ -хромосомы), $4n=16$ ($12A+4B$ -хромосомы) и $4n=20$ ($12A+8B$ -хромосомы). Как видно, каротины полиплоидов различались по числу В-хромосом, поэтому изучение конденсации В-хромосом у таких индивидуумов имело бы особое значение.

Гетерохроматин в профазе мейоза самцов *Odagmia ornata*, по-видимому, можно аналогизировать с половым тельцем у гетерогаметного пола насекомых и млекопитающих. Формирование мейотического гетерохроматина («sex vesicle») за счет В-хромосом, по нашему мнению, подтверждает балансовую гипотезу происхождения гетерохроматина. Отсутствие связи мейотической гетерохроматинизации симулид с половыми хромосомами можно проиллюстрировать тем, что у этих животных также не найдено половых различий в отношении В-хромосом. Кроме того, у симулид не обнаружено полового хромосомного диморфизма. По-видимому, механизмы определения пола у них основан на парацентрических различиях. При этом структурные гетерозиготы развиваются как самцы. У *Simulium nölleri* У-хромосоме соответствует, по-видимому, один из гомологов большей (I) хромосомы (Щербаков, 1965а), а у *Odagmia ornata*, напротив, — один из гомологов меньшей (III) хромосомы (Чубакина и Папыгина, 1965). Гетерохроматинизация половых (X, Y) хромосом симулид, отличающихся только инверсией, нами не наблюдалась ни у каких исследованных видов.

Для объяснения наших и литературных данных по гетерохроматинизации хромосом мы считаем возможным использовать концепцию гомеостаза, предложенную У. Кенноном и развитую У. Эшби и Дж. Лернером (Каппон, 1932; Эшби, 1959; Lerner, 1954). Согласно указанным авторам, гомеостатические системы характеризуются приспособленностью к поддержанию значения некоторых своих существенных переменных в пределах допустимых границ (Эшби, 1959).

Идея генетического гомеостаза, проявляющегося на уровне менделевской популяции, развитая Дж. Лернером (Lerner, 1954), нашла широкое признание у генетиков. Способность в некотором отношении противостоять изменяющимся условиям среды обуславливается структурой генофонда, включающей многочисленные гетерозиготные генные локусы и хромосомные перестройки. Нам кажется, что концепция гомеостаза применима не только на уровне организма (физиологический гомеостаз) и популяции (генетический гомеостаз), но и на уровне отдельного набора хромосом генома. Большая часть литературных данных, а также и наши данные указывают на то, что изменение количества хроматина в ядре клетки или его перестройка до определенной степени вызывают такие изменения в фенотипе генома, которые как бы остаются неизменными исходные генетические параметры. Свойство генома противостоять в определенных границах изменению проявления его «генного состава» мы предлагаем назвать «геномным гомеостазом».

Если, как это видно из многочисленных литературных данных, фактивным регулятором генной активности на геномном уровне может быть гетерохроматинизация, то становится менее загадочным, что именно она проявляется в результате геномных мутаций.

Проявление геномного гомеостаза, как и все другие процессы в клетке, вероятно, генетически детерминировано, поэтому следует ожидать, что гетерохроматинизация как гомеостатическая реакция проявляется не у всех видов и не в любых геномах.

В этой связи приобретает значение то, что некоторые авторы приписывают эухроматическую природу некоторых категорий В-хромосом в качестве критерия их недавнего происхождения (Lewis, 1953). К. Дарлингтон предположил, что В-хромосомы могут гетерохроматинизироваться в процессе эволюции из первоначально эухроматических элементов (Darlington, 1956). По мнению некоторых авторов, в «благоприятных» для гетерохроматинизации генотипах любая лишняя хромосома в дополнение к нормальному набору может стать гетерохроматической и генетически неактивной (Resende a. Da Franca, 1946). С этой гипотезой согласуются данные, полученные на человеке. Таким образом, гетерохроматическое состояние В-хромосом — это гомеостатический механизм, уменьшающий их влияние на баланс генов исходного хромосомного набора.

На генную детерминацию гомеостатических возможностей генома, связанных с гетерохроматинизацией, указывают данные, полученные в 1949 г. при исследовании *Narcissus bulbocodium*. У этого растения был открыт ген, обуславливающий необратимую гетерохроматинизацию дополнительных хромосом (Fernandes, 1949).

ВЫВОДЫ

1. Интерфазные ядра соматических клеток личинок видов *Odagmia ata* Mg. ($2n=6$), *Simulium nöllei* Fried ($2n=6$) и *Eusimulium secumae* Rubtz. ($2n=4$) не содержат гетерохроматических блоков.
2. Интерфазные ядра клеток личинок вида *Odagmia ornata* Mg. с хромосомами $2n=6A + (3 \text{ или } 4B)$ содержат гетерохроматическое ядро.

3. В мейотической профазе (пахитене) у самцов *Odagmia ornata* Mg. В-хромосомы формируют гетеропикнотический блок, подобный «половому пузырьку» других животных.

4. Высказывается предположение, что превращение В-хромосом, не являющихся половыми, в гетеропикнотическое тельце обусловлено внутриядерной регуляцией баланса хроматина, нарушенного добавочными хромосомами. Предлагается назвать подобного рода явления «генным гомеостазом».

ЛИТЕРАТУРА

- Прокофьева-Бельговская А. А. 1939. Изв. АН СССР, сер. биол., 3 : 362—370.
- Прокофьева-Бельговская А. А. 1947. Журн. общ. биол., 8, 4 : 247—280.
- Чубарева Л. А. и Е. С. Щербаков. 1963. ДАН СССР, 153, 5 : 1183—1185.
- Чубарева Л. А., Р. Н. Папыгина. 1965. Вестник ЛГУ, 21 : 102—111.
- Щербаков Е. С. 1962. Тез. докл. конф. по кибнетике. Изд. ЛГУ.
- Щербаков Е. С. 1965а. Генетика, 6 : 98—103.
- Щербаков Е. С. 1965б. Вестник ЛГУ, 21 : 154—155.
- Щербаков Е. С. 1965в. Журн. общ. биол., 26, 6 : 653—666.
- Щербаков Е. С. 1966а. Генетика, 4 : 26—30.
- Щербаков Е. С. 1966б. ДАН СССР, 167, 5 : 1153—1155.
- Щербаков Е. С., Л. А. Чубарева. 1966. ДАН СССР, 166, 3 : 726—728.
- Эйбл М. Р. 1959. Введение в кибнетку. М., ИЛ.
- Barr M. L. 1960. Amer. J. Human Genet., 12 : 118—127.
- Barr M. L., E. G. Bergman. 1949. «Nature» (L.), 163 : 676—677.
- Cannon W. B. 1932. The Wisdom of the Body. N. Y. — Norton.
- Carlington C. D. 1956. Chromosome Botany. L.
- Eberle P. 1963. Klin. Wschr. (Heidelberg), 41 : 848—856.
- Eberle P. 1964. «Genetica», 35 : 34—46.
- Fernandes A. 1949. Bol. da Soc. Broteriana 23 (II Serie) : 5—69.
- Fredga K. 1964. Exper. Cell. Res., 36 : 696—699.
- Geyer-Duszyńska J. 1963. Chromosoma (Berlin), 13 : 521—525.
- Heitz E. 1929. Ber. Deutsch. bot. Ges., 47 : 274—284.
- Jughes-Schrader S. 1943. J. Morph., 73 : 111—140.
- Lerner J. M. 1954. Genetic Homeostasis. Ed. John Wiley, N. Y.
- Lewis H. 1953. I. U. B. S. Symp. Gen. Popul. Str., Pavia : 114—125.
- Lerbeer G. 1934. Jahrb. wiss. Bot., 80 : 567—817.
- Lyon M. F. 1962. Amer. J. Human Genet., 14 : 135—148.
- Lyon M. F. 1963. Genet. Res., 4, 1 : 93—103.
- Melander Y. 1950. «Hereditas», 36 : 19—38.
- Ohno S., C. Weiler. 1961. Chromosoma (Berlin), 12 : 362—373.
- Ohno S., H. P. Klinger a. N. B. Atkin. 1962. «Cytogenetics», 1 : 42—51.
- Ohno S. a. B. M. Cattanaeh. 1962. «Cytogenetics», 1 : 129—140.
- Reitberger A. a. E. Buchner. 1958. Chromosoma (Berlin), 9 : 258—268.
- Resende F. a. P. Da Franca. 1946. Port. Acta Biol., 1, 3 : 289—307.
- Sachs L. 1954. Ann. Eugen. (L.), 18 : 255—261.
- Schrader F. 1928. Die Geschlechtschromosomen. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Smith S. G. 1956. J. Hered., 47, 4 : 157—164.
- Virkii N. 1954. Ann. Acad. Sci. Fenn., Ser. A., IV, Biol. : 1—19.
- White M. J. D. 1951. Adv. Genet., 4 : 268—326.
- White M. J. D. 1954. Animal Cytology and Evolution. Cambridge Univ. Press.
- White M. J. D. 1957. Ann. Rev. Entomol., 2 : 71—90.